

Groei van ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden

Resultaten van metingen in 22 opstanden op de Veluwe
en de Sallandse Heuvelrug

S.M.J. Wijdeven, A. Oosterbaan, C. v.d. Berg & M. v. Jole



Alterra-rapport 014, ISSN 1566-7197

Groei van ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden

Groei van ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden

Resultaten van metingen in 22 opstanden op de Veluwe en de Sallandse Heuvelrug

S.M.J. Wijdeven, A. Oosterbaan, C. v.d. Berg, M. v. Jole

Alterra-rapport 014

ALTERRA, Research Instituut voor de Groene Ruimte, Wageningen, 2000

REFERAAT

S.M.J. Wijdeven, A. Oosterbaan, C. v.d. Berg, M. v. Jole, 2000. *Groei van ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden; Resultaten van metingen in 22 opstanden op de Veluwe en de Sallandse Heuvelrug*. Wageningen, ALTERNATIEF, Research Instituut voor de Groene Ruimte. Alterra-rapport 014. 33 blz.; 11 fig.; 2 tab.; 21 ref.

Het voorkomen en de groei van berk is bepaald op basis van opstandgemiddelden. Er is geen duidelijk verband tussen het voorkomen en de groei van berk en de schermduichtheid van grove den. Actuele groeigegevens zijn noodzakelijk voor een nadere detaillering. Berk kan onder een brede range van condities voorkomen; sturen van berk is dan ook moeilijk. De onderzochte mengingen vertonen een hogere productiviteit dan monoculturen. Door de vele mogelijke interacties in gemengde bossen is het gebruik van modellen in het onderzoek noodzakelijk. Gerichte studies naar de actuele groei in relatie tot omgevingsfactoren zijn hiervoor onontbeerlijk.

Trefwoorden: berk, grove den, menging, ongelijkjarig, scherm, verjonging

ISSN 1566-7197

Dit rapport kunt u bestellen door NLG 30,- over te maken op banknummer 36 70 54 612 ten name van het Staring Centrum, Wageningen, onder vermelding van Alterra-rapport 014. Dit bedrag is inclusief BTW en verzendkosten.

© 2000 ALTERNATIEF Research Instituut voor de Groene Ruimte,
Postbus 47, NL-6700 AA Wageningen.
Tel.: (0317) 474700; fax: (0317) 419000; e-mail: postkamer@alterra.wag-ur.nl

Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaar gemaakt door middel van druk, fotokopie, microfilm of op welke andere wijze ook zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van ALTERNATIEF.

ALTERNATIEF aanvaardt geen aansprakelijkheid voor eventuele schade voortvloeiend uit het gebruik van de resultaten van dit onderzoek of de toepassing van de adviezen.

ALTERNATIEF is de fusie tussen het Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN) en het Staring Centrum, Instituut voor Onderzoek van het Landelijk Gebied (SC). De fusie is ingegaan op 1 januari 2000.

Inhoud

Woord vooraf	7
Samenvatting	9
1 Inleiding	11
2 Opzet	12
3 Resultaten	14
3.1 Algemeen	14
3.2 Stamtal	15
3.3 Hoogte	15
3.4 Diameter	16
3.5 Hoogte-diameterverhouding	17
3.6 Grondvlak	18
3.7 Productiviteit van grove den en berk	18
4 Bespreking van de resultaten	22
5 Conclusies	26
6 Literatuur	27
7 Bijlagen	29

Woord vooraf

Dit rapport maakt deel uit van het onderzoek naar de 'Biometrie van gemengde bossen', binnen het 320-programma: *Bossen in ecologische en maatschappelijke context*. Het betreft een studie naar de groei van berk in ongelijkjarige mengingen van grove den en berk. Tevens wordt er aandacht besteed aan het ontwikkelen van geschikte onderzoeksmethodieken voor gemengde bossen. Op deze plaats willen we alle beheerders bedanken die hun terreinen ter beschikking hebben gesteld voor dit onderzoek. Verder gaat onze dank uit naar Cees Niemeijer die heeft geassisteerd bij de veldopnamen, en naar Hank Bartelink en Ad Olsthoorn voor hun bijdrage aan het concept.

Wageningen, februari 2000

Sander Wijdeven

Samenvatting

Door het ouder worden van het bos en een veranderend bosbeheer ontwikkelen veel aangeplante monoculturen zich richting een ongelijkjarige menging. Op dit moment is kennis van groei en ontwikkeling van gemengde bossen schaars. Wil het beheer de bosontwikkeling in een gewenste richting kunnen sturen, dan is kennis omtrent spontane processen noodzakelijk.

Deze studie richtte zich op ongelijkjarige mengingen van grove den en berk, een veel voorkomende situatie op de arme zandgronden. We onderzochten het voorkomen en de groei van berk onder een scherm van grove den. Daarnaast was dit onderzoek gericht op het ontwikkelen van onderzoeksmethodieken voor gemengde bossen in het algemeen.

We hebben opnames verricht in 22 opstanden op de Veluwe en de Sallandse Heuvelrug. In elke opstand zijn van zowel de grove dennen als de berken de hoogte, diameter en sociale positie opgenomen. Om de groei te bepalen hebben we een indirecte methode gebruikt, waarbij we binnen elke opstand de leeftijd bepaalden van één berk. Het voorkomen en de groei van berk werd gerelateerd aan de dichtheid van het scherm en vergeleken met monoculturen.

Er is een duidelijke relatie tussen de schermdichtheid van grove den en het grondvlak van grove den. In combinatie met gegevens uit andere onderzoeken hebben we een open en een dicht scherm gedefinieerd, met als grens een grondvlak van 15 m² /ha. In dit geval laat een open scherm meer dan 50% van het licht door en is de kroonbedekking minder dan 30%.

De dichtheid, de hoogte, de diameter, de hoogte-diameter verhouding en het grondvlak van berk zijn niet gerelateerd aan de dichtheid van grove den. Dit geldt eveneens voor de groei van deze parameters; wij vonden geen hogere groei onder een open scherm ten opzichte van een dicht scherm. Desalniettemin is het stamtal, de h/d verhouding na 10 jaar, en de hoogtegroei na 15 jaar lager dan in monoculturen. De diametergroei komt ongeveer overeen met die in monoculturen en de grondvlaktoename volgt een vrijwel gelijk patroon. Daarnaast is er geen verband tussen de leeftijd van berk en de leeftijd of het grondvlak van grove den.

Er lijkt dus geen specifiek moment te zijn waarop berk zich vestigt onder een scherm van grove den. Naast licht spelen veel factoren een rol bij de vestiging van berk, zoals bijvoorbeeld de vegetatiebedekking en wildvraat. Daarnaast lijkt de dichtheid van het scherm geen duidelijk effect te hebben op het voorkomen en de groei van berk. Zelfs onder een dicht scherm kan berk zich handhaven. In andere onderzoeken wordt wel een verminderde actuele groei onder lagere lichtomstandigheden gevonden, alhoewel berk zelfs bij lage lichthoeveelheden kan voorkomen. Waarschijnlijk komt het door de opzet van dit onderzoek, waarbij de groei bepaald werd aan de hand van gemiddelde grootte bij een gemiddelde leeftijd. De actuele groei bij de huidige

schermdichtheid kan lager zijn dan de gemiddelde over de hele periode. Desalniettemin komt uit dit onderzoek duidelijk naar voren dat berk onder een brede range van condities kan voorkomen.

Mengingen kunnen theoretisch een hogere productiviteit bereiken dan monoculturen door een vollediger gebruik van de milieufactoren. Wij vonden dat berk een relatief hogere opbrengst behaalde in menging dan in monoculturen. Bij een zeer open scherm ($< 10 \text{ m}^2 / \text{ha}$ grondvlak) is de productiviteit duidelijk hoger dan onder een dichter scherm, maar blijft min of meer constant tot aan het dichtst opgenomen scherm ($30 \text{ m}^2 / \text{ha}$). De productiviteit van berk en grove den samen ligt met name bij een dicht scherm ($> 15 \text{ m}^2 / \text{ha}$ grondvlak) hoger dan in monoculturen. Berken en grove dennen concentreren de wortels op verschillende dieptes wat mogelijk een verklaring is voor de verhoogde productiviteit.

Uit dit onderzoek blijkt dat berk zich niet op een specifiek moment lijkt te vestigen, en dat berk onder een brede range van condities kan voorkomen. Het sturen van berk is dan ook lastig. In veel gevallen is het niet noodzakelijk de vestiging van berk te promoten en is het moeilijk de vestiging van berk tegen te gaan. Berk kan negatieve effecten hebben op de overige verjonging door het 'vegen', maar ook positieve door de overige verjonging te 'dwingen' omhoog te groeien met doorgaande spil. Daarnaast zou in de toekomst berk een economisch interessantere soort kunnen worden door grotere volumes, en is berk waardevol voor het behoud van biodiversiteit.

In gemengde bossen zijn de processen en interacties complexer dan in (aangeplante) monoculturen. Door ontwikkelingen in de boomlaag en de lagen eronder ondervindt elk individu een steeds wisselend bovengronds en ondergronds milieu. Hierdoor verliest een analyse op opstandniveau van groei en ontwikkeling belangrijke detailleringen. Om inzicht te krijgen in de vele en complexe interacties tussen groepen of individuen en hun directe omgeving zijn modelmatige studies van belang. Deze zijn echter afhankelijk van werkelijke groeigegevens. Gerichte experimenten waarbij de actuele groei wordt gemeten in relatie tot de omgevingsvariabelen zijn hiervoor noodzakelijk.

1 Inleiding

Het merendeel van het Nederlandse bos bestaat uit aangeplante gelijkjarige monoculturen. In toenemende mate veranderen deze opstanden richting een ongelijkjarige menging van twee of meer boomsoorten. Enerzijds komen deze veranderingen door het ouder worden van het bos met een steeds opener kronendak waaronder soorten zich kunnen vestigen (bv. Bouwma & Olsthoorn 1997, Bartelink & Olsthoorn 1999). Anderzijds verandert het beheer van opstandsgewijs naar een meer groepsgewijs beheer, waarbij spontane processen een prominentere plaats krijgen. Dit verhoogt eveneens de kans op vestiging en groei van nieuwe individuen (bv. Bartelink & Olsthoorn 1999).

De laatste jaren vormt het bijsturen van de spontane bosontwikkeling een steeds belangrijker onderdeel van het bosbeheer. Kennis omtrent groei en ontwikkeling van gemengde bossen is tot op heden echter schaars. Voordat men in het bosbeheer de bosontwikkeling in een gewenste richting kan sturen, is kennis over de spontane ontwikkeling onontbeerlijk.

De grove den is een van de meest voorkomende boomsoorten in het Nederlandse bos. Van de ca. 90.000 ha waarin grove den de hoofdboomsoort is, staat een aanzienlijk deel op arme bodems. De bosontwikkeling op deze bodems verloopt meestal traag. In de meeste opstanden treedt spontane vestiging van voornamelijk berk op, resulterend in een ongelijkjarige menging met een hoofdetage van voornamelijk grove den met een laag daaronder van voornamelijk berk. De natuurlijke successie van grove dennenbossen op arme zandgronden verloopt richting een menging van berk en eik (met eventueel grove den; Kuper 1994).

Mengingen van een hoofdboomsoort met daaronder spontane verjonging, zijn in een aantal aspecten verschillend van monoculturen. De hoofdboomsoort beïnvloedt de beschikbaarheid van ruimte, water, en nutriënten, verandert de temperatuur en windsnelheid, alsmede de kwaliteit en kwantiteit van licht (Bergqvist 1999). Bovendien ondervindt de tweede laag, door groei en onderlinge concurrentie en ontwikkelingen in het scherm, een steeds veranderend boven- en ondergronds milieu.

In dit onderzoek is nagegaan hoeveel berk onder grove den op arme zandgronden opkomt en hoe berk zich ontwikkelt onder verschillende dichtheden van een scherm van grove den.

Het doel van het onderzoek is tweeledig: in de eerste plaats is het gericht op het nagaan van de ontwikkeling van de ongelijkjarige menging van grove den en berk. In de tweede plaats is het onderzoek gericht op het vinden van geschikte onderzoeksmethodieken voor gemengd bos.

2 Opzet

Het onderzoek is uitgevoerd in ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgrond (in de meeste gevallen komt het neer op haarpodzolgronden met onbereikbaar grondwater). De opstanden zijn geselecteerd op basis van homogeniteit van het scherm van grove den en het dominant en homogeen voorkomen van spontane verjonging van berk.

De metingen zijn in 1998 en 1999 verricht in 22 opstanden op de Veluwe en de Sallandse Heuvelrug van verschillende leeftijdscategorieën en verschillende dichtheden van grove den (Tabel 1). In elke opstand is een steekproef gemeten van 6-15 are. In elke steekproef zijn alle bomen opgenomen met een dbh groter dan 1cm. Van elk opgenomen individu zijn de hoogte, diameter en sociale positie bepaald. In een aantal opstanden is tevens de kroonbreedte van de grove dennen gemeten. In elke opstand is een gemiddelde berk uit de medeheersende klasse geveld voor bepaling van de leeftijd.

Tabel 1. Locaties opstanden van menging grove den en berk.

nr	locatie	bodem	GT	afdeling	kiemjr gd
1	Epe	gHd30	VII*	8	1924
2	Zworse Bos	gHd30	VII*	11	1917
3	Zworse Bos	gHd30	VII*	9	1925
4	Sprengenberg	gHd30	VII*	30a	1954
5	Sprengenberg	Hn21	VII	10g	1898
6	Sprengenberg	gHd30	VII*	26e	1906
7	Sprengenberg	gHd30	VII*	17g	1907
8	Sallandse Heuvelrug	zHd21	VII*	329b3	1886
9	Sallandse Heuvelrug	gHd30	VII*	333d	1942
10	Sallandse Heuvelrug	Hn21	VII	305c	1925
11	Kootwijk	Zd21	VII	40	1929
12	Kootwijk	Zd21	VII	48	1959
13	Kootwijk	Hd21	VII	41	1901
14	Kootwijk	Hn21	V	6a	1943
15	Kootwijk	Hn21	V	6b	1943
16	Kootwijk	Hn21	V	6d	1943
17	Haarle	Hd21	VII*		1934
18	Haarle	Hd21	VII*	1a	1928
19	Haarle	Hd21	VII*	1a	1928
20	Haarle	gHd30	VII*	77d	1927
21	Haarle	Hd23	VII*	86h	1897
22	Haarle	Hd23	VII*	26e	1926

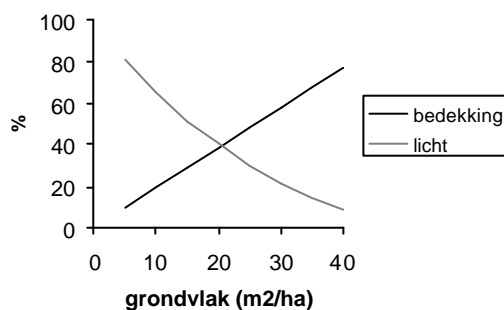
In de analyses lag de nadruk op de groei van berk onder een scherm van grove den. De groei is in dit onderzoek niet de werkelijke groei, maar een afgeleide. Het wordt indirect bepaald aan de hand van de relatie tussen een eenheid (dbh, hoogte etc.) en de leeftijd. Er is een onderverdeling gemaakt op basis van dichtheid van het scherm, en er is onderscheid gemaakt tussen heersende en onderdrukte individuen (berken onderling). Hierbij is de groei vergeleken tussen een open en een dicht scherm (Anova, Regressie-analyse met groepen) op basis van opstandgemiddelden, en tussen heersende en onderdrukte individuen van berk onderling (Paired Student t-test). Verder is, om inzicht te krijgen in de ontwikkeling van mengingen, de groei van grove den en berk vergeleken met die van monoculturen. In de resultaten zijn alleen verschillen of relaties (regressielijnen) aangegeven als deze significant zijn ($p < 0.05$).

3 Resultaten

3.1 Algemeen

In bijlage 1 staan de belangrijkste karakteristieken van de opstanden vermeld. De opgenomen opstanden variëren in leeftijd van 40 tot 102 jaar voor grove den, en van 7 tot 30 jaar voor berk. Er is geen relatie tussen de leeftijd van grove den en berk en tussen het grondvlak van grove den en de leeftijd van berk. Over het algemeen is het aandeel van de overige soorten (voornamelijk eik, grove den, beuk, vuilboom, krent) in de verjonging laag (<10% van het stamtal), behoudens enkele opstanden waar veel struikopslag of grove dennen verjonging voorkomt.

Om de groei van berk onder scherm te analyseren zijn er twee klassen geformeerd; een open scherm en een dicht scherm. Deze formatie berust op de analyses van het kroonoppervlak van grove dennen en op basis van gegevens uit de literatuur. Er is een verband tussen grondvlak van het scherm en kroonbedekking (dit onderzoek), en tussen kroonbedekking en de hoeveelheid licht wat op de bodem komt (Messier & Puttonen 1995a,b). Op basis hiervan definiëren wij een open scherm als het grondvlak grove den kleiner dan 15 m²/ha is, en een dicht scherm als het grondvlak grove den groter dan 15 m²/ha is. Deze grondvlakgrens komt overeen met een kroonbedekking van 30% en een hoeveelheid doorgelaten licht van 50% (Figuur 1).



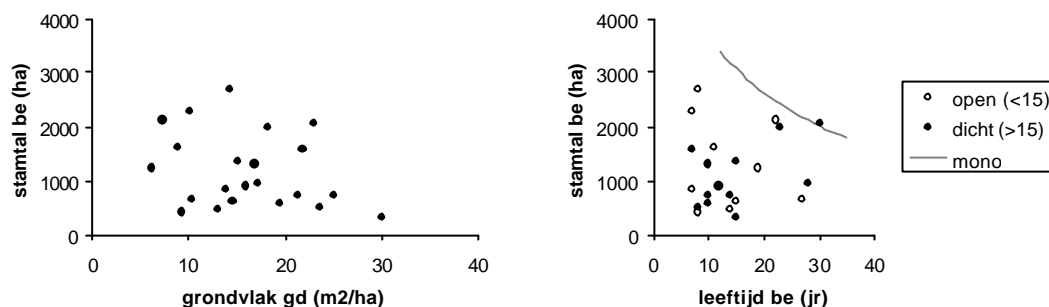
Figuur 1. Relatie tussen grondvlak grove den en (a) kroonbedekking (zwarte lijn: $F < 0.001$, $r^2 = 55.8$) en (b) hoeveelheid doorgelaten licht (grijze lijn: $F < 0.001$, $r^2 = 92.6$; naar Messier & Puttonen 1995a,b).

Voor de vergelijking van de groei van berk en grove den in menging ten opzichte van monoculturen is eerst bepaald met welke groeiklasse in monoculturen de mengingen kunnen worden vergeleken. Dit is gedaan op basis van de hoogtegroeï. De hoogtegroeï van grove den in dit onderzoek ligt tussen groeiklasse 8 en 4, met een gemiddelde van groeiklasse 6, van monoculturen (Jansen et al. 1996; Bijlage 3). De hoogtegroeï van berk komt het meest overeen met hoogtegroeï in monoculturen in Nederland (A. Oosterbaan, niet gepubliceerde gegevens). De gegevens van berk uit

de Opbrengsttabellen (Jansen et al. 1996) komen uit Noorwegen en onderschatten de hoogtegroeï in de eerste 30 jaar (Bijlage 3).

3.2 Stamtal

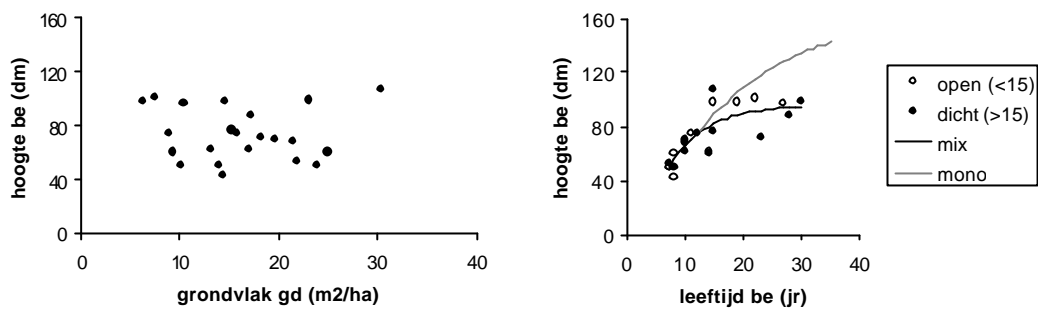
Berk komt voor in dichtheden van 300 tot 2700 per hectare (Bijlage 1), met een gemiddelde van 1277. Er is geen relatie tussen het stamtal van berk en de dichtheid van het scherm van grove den (uitgedrukt in grondvlak; Figuur 2a). Bij zowel hoog (>15 m²/ha) als laag grondvlak (<15 m²/ha) komen hoge en lage dichtheden voor. Het stamtal van berk in monoculturen neemt af bij toenemende leeftijd, alhoewel variatie groot is. In menging is dit patroon niet aanwezig (Figuur 2b). De stamtallen liggen vrijwel altijd aanzienlijk lager dan in monoculturen.



Figuur 2. Links (a): stamtal van berk (be) in relatie tot grondvlak grove den (gd). Rechts (b): stamtal van berk in relatie tot leeftijd; onderscheiden zijn berk onder open scherm (○, < 15 m²/ha) en dicht scherm (●, > 15 m²/ha) en berk in monoculturen (mono: $F < 0.01$, $r^2 = 38.3$).

3.3 Hoogte

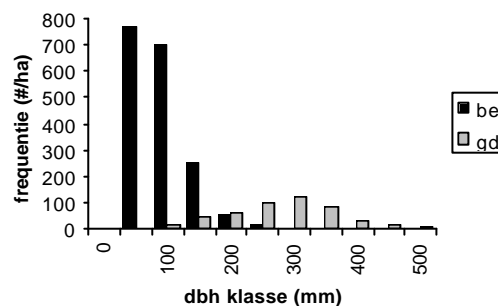
De hoogte van berk varieert tussen de 1.3 en 18 m (Bijlage 1). Gemiddelde hoogtes voor zowel alle berken (7.3 m; Figuur 3a) als voor de heersende berken alleen (8.5 m) vertonen geen relatie met de dichtheid van het scherm. Er is geen significant verschil in de gemiddelde hoogte van berk tussen een open scherm (7.3m) en een dicht scherm (7.4m). Er is eveneens geen significant verschil tussen de hoogtegroeï van berk onder een open scherm en dicht scherm (Figuur 3b). In vergelijking met monoculturen is de gemiddelde hoogtegroeï onder scherm gelijk in de eerste 15 jaar en daarna lager. Dit wordt hoofdzakelijk veroorzaakt door de onderdrukte individuen aangezien heersende individuen een vergelijkbare hoogtegroeï vertonen met monoculturen (heersende en onderdrukte individuen zijn significant verschillend; Student's t-test, $p < 0.001$).



Figuur 3. Links (a): gemiddelde hoogte van berk (be) in relatie tot grondvlak grove den (gd). Rechts (b): hoogte van berk in relatie tot leeftijd; aangegeven zijn de gemiddelde hoogte (mix: $F < 0.001$, $r^2 = 65.4$), hoogte onder open (○) en dicht scherm (●) en hoogte in monoculturen (mono: $F < 0.001$, $r^2 = 85.9$).

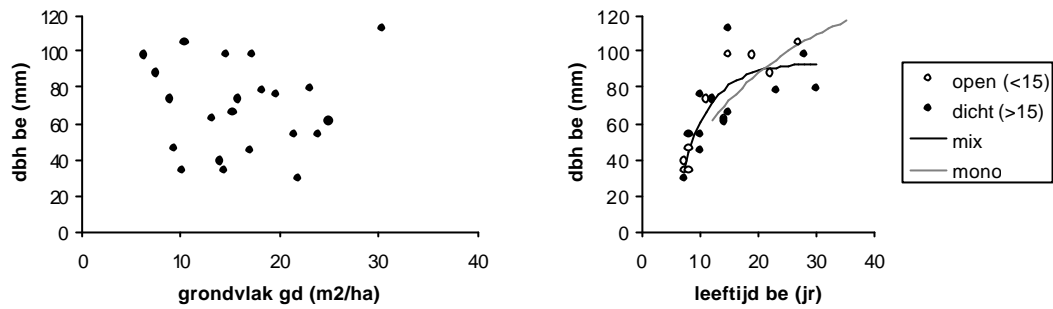
3.4 Diameter

De diameterfrequentie van grove den vertoont een Weibull-verdeling, met een gemiddelde van 30 cm. De berken zijn voornamelijk geconcentreerd in de lagere diameterklassen (< 10 cm dbh; Figuur 4).



Figuur 4. Diameterfrequentie van grove den (grijs) en berk (zwart) in aantal per hectare.

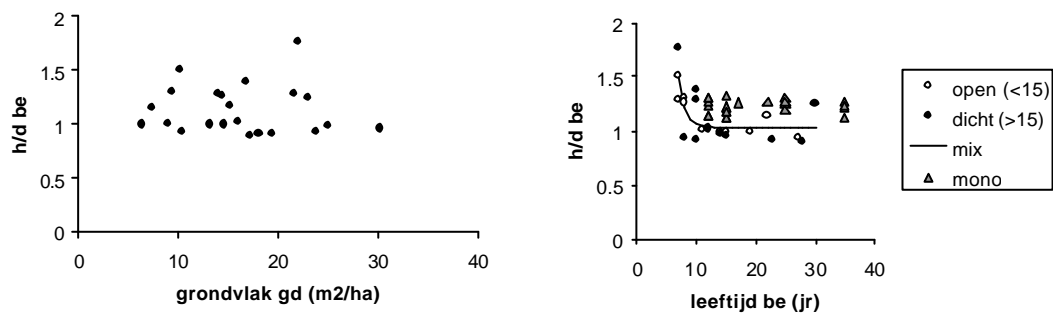
Er is geen relatie tussen de gemiddelde diameter van berk en het grondvlak van grove den (Figuur 5a). De gemiddelde dbh van alle berken is 6.9cm. Onder open scherm is de gemiddelde dbh (6.8cm) iets lager dan onder dicht scherm (6.9cm), maar dit verschil is niet significant. Er is geen significant snellere diametertoename onder een open scherm in vergelijking met een dicht scherm; ze vertonen beide een grote variatie (Figuur 5b). De gemiddelde diktegroei van alle individuen komt ongeveer overeen met die in monoculturen, waarbij heersende individuen een hogere en onderdrukte individuen een lagere diktegroei vertonen (heersende en onderdrukte individuen zijn significant verschillend; Student's t-test, $p < 0.001$).



Figuur 5. Links (a): gemiddelde diameter van berk (be) in relatie tot grondvlak grove den (gd). Rechts (b): diameter van berk in relatie tot leeftijd; aangegeven zijn de gemiddelde diameter (mix: $F < 0.001$, $r^2 = 70.0$), diameter onder open (○) en dicht scherm (●) en diameter in monoculturen (mono: $F < 0.001$, $r^2 = 87.3$).

3.5 Hoogte-diameterverhouding

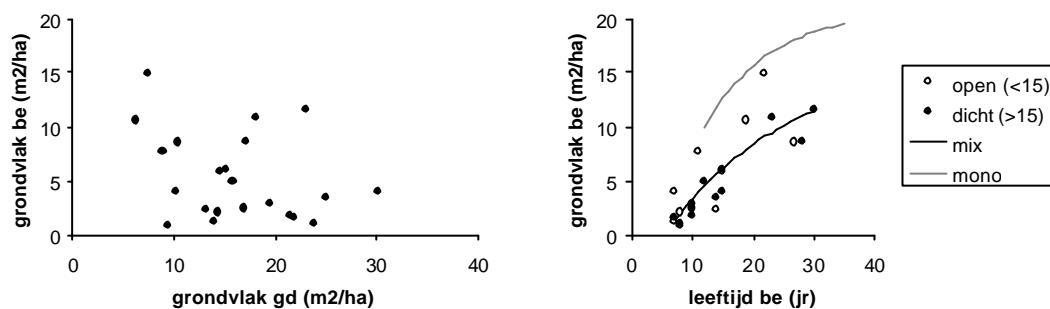
Er is geen relatie tussen de hoogte-diameterverhouding (h/d) van berk en het grondvlak van grove den (Figuur 6a). De h/d verhouding varieert tussen de 0.8 en 1.7 (gemiddeld 1.1), ongeacht de dichtheid van het scherm (Bijlage 1). Het verschil in een open of dicht scherm heeft eveneens geen invloed op de h/d ontwikkeling. De h/d verhouding van heersende individuen is significant lager dan van onderdrukte individuen (Student t-test, $p < 0.01$). In monoculturen is er geen verband tussen de h/d verhouding en de leeftijd; deze schommelt tussen de 1.1 en 1.3. De h/d verhouding onder scherm is na ongeveer 10 jaar lager dan in monoculturen, alhoewel er een grote variatie is (Figuur 6b).



Figuur 6. Links (a): Hoogte-diameterverhouding van berk (be) in relatie tot grondvlak grove den (gd). Rechts (b): hoogte-diameter van berk in relatie tot leeftijd; aangegeven zijn de gemiddelde h/d (mix: $F < 0.001$, $r^2 = 48.2$), h/d verhouding onder open (○) en dicht scherm (●) en h/d verhouding in monoculturen (mono; ▲).

3.6 Grondvlak

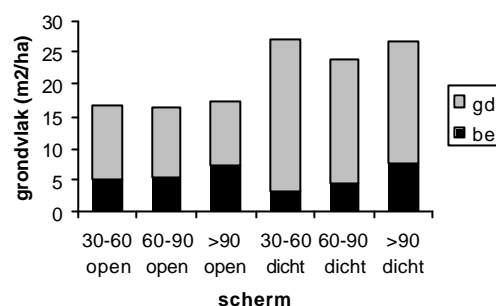
Het grondvlak van grove den varieert tussen de 6 en 30 m²/ha, en dat van berk tussen de 1 en 15 m²/ha (Bijlage 1). Het maximaal totale grondvlak (34.9 m²/ha) is meer dan drie maal zo hoog als het minimaal totale grondvlak (10.3 m²/ha). Ondanks de grote variatie is er een trend waarneembaar van afnemend grondvlak berk bij toenemend grondvlak grove den (Figuur 7a), alhoewel dit verschil niet significant is ($F = 0.058$, $r^2 = 18.0$). Het gemiddelde grondvlak van alle berken is 5.3 m²/ha. Er is geen significant verschil in grondvlak berk onder open scherm (5.8 m²/ha) en onder dicht scherm (4.9 m²/ha). Het grondvlak vertoont geen significant snellere toename bij een opener scherm (Figuur 7b). Het grondvlak van heersende individuen is significant hoger dan dat van onderdrukte individuen (Student t-test, $p < 0.001$). De totale grondvlakontwikkeling van berk en die van heersende en onderdrukte afzonderlijk blijft beduidend achter bij de grondvlakontwikkeling van berken in monoculturen. Desalniettemin verloopt de grondvlaktoename van berk onder scherm volgens een vrijwel zelfde patroon als in monoculturen.



Figuur 7. Links (a): grondvlak van berk (be) in relatie tot grondvlak grove den (gd). Rechts (b): grondvlak van berk in relatie tot leeftijd; aangegeven zijn het gemiddelde grondvlak (mix: $F < 0.001$, $r^2 = 67.2$), grondvlak onder open (○) en dicht scherm (●) en grondvlak in monoculturen (mono: $F < 0.001$, $r^2 = 72.9$).

3.7 Productiviteit van grove den en berk

Als de verschillende opstanden samengevoegd worden in 3 leeftijdsklassen en onderverdeeld naar schermdichtheid, dan komen enkele interessante punten naar boven. Het totale grondvlak van grove den en berk samen is hoger in dichte opstanden dan in open opstanden, terwijl het min of meer constant is bij toenemende leeftijd van grove den (Figuur 8). Het aandeel berk in open opstanden is hoger, maar in beide schermdichtheden lijkt het aandeel berk toe te nemen bij toenemende leeftijd van grove den.



Figuur 8. Totale grondvlak van menging uitgesplitst naar (a) leeftijd scherm grove den (30-60, 60-90, > 90 jaar) en (b) dichtheid van scherm grove den (open = < 15m²/ha; dicht = > 15 m²/ha); aangegeven zijn het aandeel grove den (grijs) en berk (zwart).

Om inzicht te krijgen in de productiviteit van een menging kan men deze vergelijken met monoculturen. Hierbij wordt rekening gehouden met het aandeel dat de betreffende soort heeft in de menging, en vergeleken met productiviteit in monoculturen, bij corresponderende leeftijden. Men kan de relatieve opbrengst als volgt berekenen (Harper 1977);

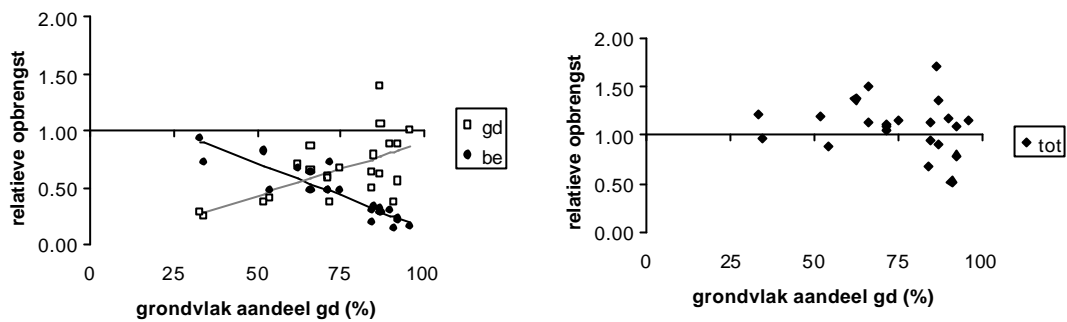
$$RY_{berk} = G_{mix-berk} / G_{mono-berk}$$

$$RY_{den} = G_{mix-den} / G_{mono-den}$$

$$RY_{totaal} = RY_{berk} + RY_{den}$$

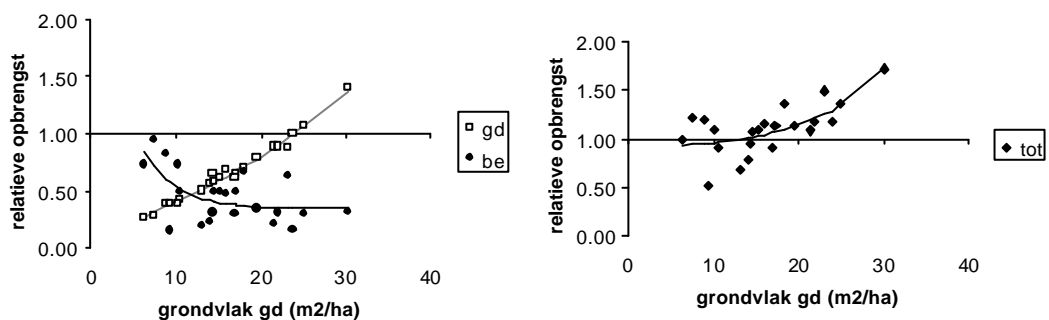
RY = Relatieve opbrengst
 G = Grondvlak in m²/ha bij bepaalde leeftijd
 mix = menging
 mono = monocultuur

In Figuur 9 is de relatieve opbrengst gegeven in relatie tot het grondvlak aandeel van grove den. Het grondvlak aandeel van grove den komt ongeveer overeen met de relatieve opbrengst van grove den (Figuur 9a). Een relatieve opbrengst van 1 is gelijk aan de opbrengst van monoculturen. Bij een grondvlak aandeel grove den van bijvoorbeeld 50% is de relatieve opbrengst eveneens 0.5, en een aandeel dicht bij de 100% resulteert in een opbrengst van ongeveer 1. Dus grove den vertoont een min of meer gelijke productiviteit in vergelijking met monoculturen, alhoewel de spreiding groot is. Berk daarentegen vertoont een hogere opbrengst dan in vergelijking met monoculturen verwacht zou worden. Bij een grondvlak aandeel van 75% (is gelijk aan 25% aandeel grove den) is er een relatieve opbrengst van 1 en zelfs bij een zeer gering aandeel berk is de relatieve opbrengst groter of gelijk aan 0.1 (Figuur 9a). De totale productiviteit (van grove den en berk samen) is gemiddeld iets hoger dan in monoculturen, alhoewel deze 'extra' opbrengst licht afneemt bij toenemend aandeel grove den in het grondvlak (Figuur 9b).



Figuur 9. Relatieve opbrengst van de menging ten opzicht van monoculturen in relatie tot het grondvlak aandeel van grove den (% totale grondvlak). Links (a): relatieve opbrengst grove den (□; grijze lijn: $F < 0.01$, $r^2 = 32.8$) en relatieve opbrengst berk (●; zwarte lijn: $F < 0.001$, $r^2 = 80.3$). Rechts (b): relatieve opbrengst totale menging (♦).

Aangezien grove den een hoog grondvlak aandeel kan hebben terwijl het werkelijke grondvlak laag is (open scherm) hebben we dezelfde analyse eveneens uitgevoerd in relatie tot het werkelijke grondvlak. In absolute termen neemt de relatieve opbrengst van berk in het begin sterk af bij toenemend grondvlak van grove den, alhoewel de variatie groot is (Figuur 10a). Bij een grondvlak grove den van 15m²/ha of hoger (dicht scherm) is er nauwelijks nog een afname in relatieve opbrengst van berk. De relatieve productiviteit van de totale menging neemt toe bij toenemend grondvlak van grove den (Figuur 10b). In een open-scherm-situatie is de productiviteit lager of gelijk aan die in monoculturen, terwijl bij een dicht scherm de productiviteit hoger ligt dan in monoculturen.



Figuur 10. Relatieve opbrengst van de menging ten opzicht van monoculturen in relatie tot het werkelijke grondvlak van grove den. Links (a): relatieve opbrengst grove den (□, grijze lijn: $F < 0.001$, $r^2 = 98.3$) en relatieve opbrengst berk (●, zwarte lijn: $F < 0.05$, $r^2 = 28.1$). Rechts (b): relatieve opbrengst totale menging (♦, zwarte lijn: $F < 0.01$, $r^2 = 44.8$).

Bij een zeer open scherm van grove den, met een grondvlak $\leq 10 \text{ m}^2/\text{ha}$, is de relatieve opbrengst van berk hoger dan 0.5 terwijl onder een dichter scherm de relatieve opbrengst lager is (Figuur 10a). Het gemiddelde grondvlak berk van deze twee groepen is duidelijk groter bij zeer open scherm ($7.7 \text{ m}^2/\text{ha}$) dan bij een dichter scherm ($4.4 \text{ m}^2/\text{ha}$), alhoewel het verschil niet significant is (Anova, $F = 0.08$). De grondvlaktoename (relatie grondvlak – leeftijd) is echter wel significant hoger onder zeer open scherm dan onder dichter scherm ($F < 0.001$, $r^2 = 78.2$). Desalniettemin is er geen significant verschil in gemiddeld stamtal, hoogte, dbh, en h/d-verhouding (en de groei van deze factoren) tussen zeer open scherm ($\leq 10 \text{ m}^2/\text{ha}$) en dichter scherm ($> 10 \text{ m}^2/\text{ha}$).

4 Bespreking van de resultaten

Onderzoeksopzet

In dit onderzoek is gekeken naar de hoeveelheid en groei van spontane opslag van berk onder scherm van grove den. De starthypothese van dit onderzoek was dat schermduichtheid een belangrijk sturend effect zou hebben op het voorkomen en de groei van berk.

Schermdichtheid is in ons onderzoek gebaseerd op het grondvlak van grove den. In dit onderzoek vonden wij een relatie tussen het grondvlak van individuele grove dennen en kroonbedekking, zoals ook Erteld (1979) een duidelijke relatie vond. Er is tevens een duidelijke relatie tussen kroonbedekking en hoeveelheid doorgelaten licht (Messier & Puttonen 1995a,b, Kuper 1994).

De groei van berk is gebaseerd op de leeftijd van een gemiddelde berk binnen een opstand. Dit betekent niet noodzakelijkerwijs dat alle berken binnen een opstand op hetzelfde tijdstip gevestigd zijn. Lust & Muys (1995) vonden dat na brand verjonging van berk onder grove den in drie jaar tijd plaats vond. Echter, hierbij was een grootschalige verstoring (brand) waarschijnlijk een belangrijke sturende factor. Een forse dunningsingreep zou eenzelfde effect kunnen hebben, terwijl een meer geleidelijke verandering mogelijk een grotere spreiding in vestiging zou kunnen bewerkstelligen. Evenals een gespreide vestiging, is er ook een spreiding in de groei. Gezien de grote variatie in hoogte en dbh binnen opstanden is het aannemelijk dat vestiging over een aantal jaren verspreid is, en er variatie is in groeisnelheden. Hoe groot deze variatie is kan binnen het kader van dit onderzoek niet vastgesteld worden. In dit onderzoek moet de groei beschouwd worden als een gemiddelde groei over een gemiddelde periode.

Groei van berk onder scherm van grove den

Spontane vestiging van berk onder grove den is een algemeen verschijnsel in het Nederlandse bos (b.v. Fanta 1982, Kuper 1994). Volgens Fanta (1982) wordt de verjonging beïnvloed door de leeftijd van de hoofdboomsoort, mate van bodemontwikkeling, type moedermateriaal, bedekking en samenstelling van kruid- en struikvegetatie, bedekking van de hoofdboomsoort, mate van wildvraat, en het voorkomen van zaadbomen en zaadjaren.

Clerkx & van Hees (1999) vonden in 60% van de opgenomen grove dennen opstanden verjonging van berk, met een gemiddelde dichtheid van 250 per ha. Kuper (1994) vermeld verjongingsdichtheden van berk onder grove den variërend van 72 tot 1300 per hectare. In Finland komen enorme dichtheden van berk onder grove den voor (tot 20000 per ha; Messier & Puttonen 1995b). In dit onderzoek is geselecteerd op opstanden met verjonging van berk. De dichtheid van berk onder grove den varieert tussen de 300 en 2700 per hectare, met een gemiddelde van 1277 per hectare.

Wij vonden geen relatie tussen de dichtheid van berk en het grondvlak van grove den, alhoewel het stamtal onder scherm lager is dan in monoculturen. Kinnaird (1970, 1974 in Perala & Alm 1990) vond ook geen effect van lichtbeschikbaarheid op de vestiging van berk, en Dai (1996) vond eveneens geen significante relatie tussen de beschikbare hoeveelheid licht en de dichtheid van berken zaailingen. Volgens Clerkx & van Hees (1999) neemt de gemiddelde dichtheid van verjonging van berk toe bij toenemend grondvlak van grove den. Onder een open scherm is met name grove den, en in mindere mate eik dominerend (Clerkx & van Hees 1999). Daarentegen kan uit data van Messier & Puttonen (1995a) afgeleid worden dat de dichtheid van berk onder scherm sterk afneemt bij toenemend grondvlak van grove den.

Evenals bij het stamtal, vonden wij geen relatie tussen de hoogte, dikte en h/d verhouding van berk en de dichtheid van het scherm. Een trend is waarneembaar van afnemend grondvlak berk bij toenemend grondvlak grove den, alhoewel deze relatie niet significant is. Verder vonden wij geen relatie tussen de leeftijd van berk en de leeftijd of grondvlak van grove den. De afwezigheid van overtuigende relaties impliceert dat er geen specifiek moment lijkt te zijn waarop berk zich vestigt onder een scherm van grove den.

In dit onderzoek vonden wij geen verschil in de groei van: hoogte, dikte, en h/d verhouding van berk tussen een open en dicht scherm. Kuper (1994) vond eveneens geen relatie tussen de hoogtegroeï van berkenzaailingen en dichtheid van het grove dennenscherm. Wij vonden echter wel een lagere hoogtegroeï na 15 jaar onder scherm in vergelijking met monoculturen. Messier & Puttonen (1995b) rapporteren dat berken voor lange tijd kunnen overleven onder 10% lichtbeschikbaarheid, maar dat berkenzaailingen een optimale hoogtegroeï hebben onder 43% licht, en in aanwezigheid van concurrentie met kruidachtigen onder 24% licht. Messier & Puttonen (1995b) vonden eveneens een lagere hoogtegroeï van berkenzaailingen bij lagere lichthoeveelheden, waarbij met name een sterke afname in groei onder de laagste lichthoeveelheden (< 12% licht). Dai (1996) vermeldt een snellere hoogtegroeï bij een grotere beschikbaarheid van licht. Er is een smal optimum voor hoogtegroeï, terwijl bij lagere lichthoeveelheden de groei aanzienlijk lager is. Desalniettemin werd zelfs in de donkerste omstandigheden voorkomen en groei van berk waargenomen (Dai 1996). Dit komt overeen met de door ons gevonden significant snellere grondvlaktoename onder een zeer open scherm, terwijl tegelijkertijd grondvlakbijgroei van berk onder scherm aanzienlijk is, en zelfs bij een hoog grondvlak van grove den de relatieve opbrengst van berk rond de 0.1 schommelt. Verder vonden wij geen relatie tussen h/d verhouding en schermichtheid. Echter, de h/d verhouding onder een scherm bij jonge berken is hoger dan in monoculturen, en na verloop van tijd lager. Dit laatste lijkt in overeenstemming met Messier & Puttonen (1995b); zij vonden dat de h/d verhouding in berkenzaailingen toeneemt bij afnemende lichthoeveelheid.

In dit onderzoek werd geen relatie gevonden tussen het voorkomen en de groei van berk en de schermichtheid van grove den. Andere onderzoeken vonden wel een relatie tussen voorkomen en groei van berk en schermichtheid van grove den. Een van de mogelijke verklaringen ligt in de opzet van het onderzoek. Onderzoeken die

een relatie vonden tussen berk en scherm van grove den hebben zich gericht op metingen van actuele groei over een of meerdere jaren. In dit onderzoek is de groei afgeleid van een gemiddelde toestand over een gemiddelde leeftijd. Kuper (1994) vond eveneens geen relatie tussen hoogtegroei en schermduichtheid, maar hij onderzocht uitsluitend jonge berken (<10 jaar). Uit ons onderzoek blijkt dat de hoogtegroeisnelheid pas na 15 jaar lager is dan in monoculturen. Daarnaast tonen Messier & Puttonen (1995b) aan dat er een verschil is tussen gemiddelde groei over gehele leeftijd en actuele groei over een recente periode. Zij vonden een hogere actuele groei dan gemiddelde groei onder open scherm, en een lagere onder dicht scherm. Onze opzet geeft een beeld van het huidige gemiddelde voorkomen van berk onder grove den, maar kan geen uitsluitsel geven over hoe deze verhoudingen tot stand zijn gekomen. Theoretisch is het mogelijk dat veel berken onder een open scherm gevestigd zijn, en nu het scherm meer gesloten is een veel lagere groei vertonen. Daarnaast kunnen de grote variatie in schermduichtheden en -leeftijden, en de vele factoren die vestiging beïnvloeden (Fanta 1982) ruis veroorzaken in de resultaten.

Berk in het beheer

Het bovenstaande neemt niet weg dat we hoge dichtheden en substantiële groei van berk onder een dicht scherm van grove den hebben waargenomen. Berk wordt over het algemeen gezien als een pionierssoort. Dit onderzoek geeft aan dat berk zich onder een grote range van condities kan handhaven en ontwikkelen. Bij aanwezigheid van zaadbronnen, wat bij berk meestal geen probleem is, kan berk zich vestigen onder een scherm van grove den. Het dicht houden van het scherm is geen garantie voor het tegengaan van berk, zoals het openen van het scherm geen absolute noodzaak is voor vestiging. Er lijkt geen specifiek moment te zijn waarop berk zich vestigt. Dit wordt mede veroorzaakt door de vele factoren die hierbij een rol spelen, waaronder de samenstelling van de kruidlaag en de invloed van vraat (Fanta 1982).

Van berk wordt verondersteld dat hij schade kan toedienen aan andere soorten door het zogenaamde 'vegen'. Daar staat tegenover dat berk een bijdrage kan leveren aan de kwaliteit van overige verjonging doordat deze mogelijk 'gedwongen' worden omhoog te groeien met een rechttere, doorgaande spil. Kuper (1994) vond geen negatieve effecten van berkenzaailingen op eikenzaailingen. Eiken kregen een rechttere stam bij aanwezigheid van berk, en konden in hoogtegroei gelijk op gaan met berk (Kuper 1994). Daarnaast kan berk in de toekomst, door grotere volumes, economisch een interessantere boomsoort worden. Verder is berk een waardevolle soort voor het behoud van de biodiversiteit. Berk is bijvoorbeeld een van de boomsoorten waarbij het hoogste aantal insecten voorkomt (Moraal 1996, Kennedy & Southwood 1984).

Gemengde bossen

Mengingen hebben een aantal voordelen ten opzichte van monoculturen. Zo zijn mengingen vaak minder gevoelig voor stormschade en insecten- en ziekteaantastingen; is er een grotere risicospreiding; komen mengingen meer overeen met een natuurlijke situatie, waardoor spontane processen gebruikt kunnen worden in het beheer; en worden mengingen geprefereerd voor het behoud van biodiversiteit

(Kelty 1992, Bartelink & Olsthoorn 1999). Er wordt algemeen verondersteld dat een menging een grotere productiviteit kan bereiken dan monoculturen (e.g. Kelty 1992). Dit kan tot stand komen volgens twee principes. (1) De twee soorten verschillen in hun gebruik van milieuv variabelen, waardoor de twee soorten de aanwezige hoeveelheden licht, water, nutriënten en ruimte vollediger benutten. (2) De ene soort profiteert direct van de aanwezigheid van de andere soort (b.v. bij stikstofbinders). In dit onderzoek vonden wij dat de totale menging een iets hogere productiviteit had dan een monocultuur. Met name berk in menging had een hogere productiviteit in vergelijking met monoculturen. Malcolm & Mason (1999) vonden ook een hogere productiviteit in gelijkjarige menging van grove den en berk ten opzichte van monoculturen. Dit kwam voornamelijk door een verhoogde productiviteit van grove den. Frivold & Kolström (1999) vermelden dat de productiviteit van mengingen niet veel verschillen met die in monoculturen. Een mogelijke verklaring voor een verhoogde productiviteit is dat berk en grove den op verschillende dieptes hun wortels concentreren (Frivold & Kolström 1999). Een verhoogde productiviteit komt dan voornamelijk door een effectiever gebruik van de beschikbare milieuv variabelen (principe 1).

Gemengde bossen zijn over het algemeen veel gecompliceerder dan monoculturen, doordat er een grotere variatie is in bijvoorbeeld soortensamenstelling, mengverhouding, leeftijden, groeisnelheden, en interacties tussen soorten (bv. Larson 1992). Door competitie en beheer ontstaat een zeer dynamische bosontwikkeling. De mate van succes van een individu in het opnemen van schaarse milieuv variabelen hangt af van de grootte van het individu en de structuur van de omgeving, in combinatie met de vele competitieve interacties (Bartelink 1999). Groei en ontwikkeling zijn dus moeilijker op opstandniveau te beschouwen door een verlies van detaillering; het is een proces van individu of groep in interactie met de directe, variabele omgeving.

Een gemiddelde dichtheid en groei kan vele opstandtypen karakteriseren. Om inzicht te krijgen in mengingen is het noodzakelijk de actuele groei onder diverse omstandigheden te onderzoeken. Door de vele mogelijke interacties is het ondoenlijk alle combinaties te meten. Ontwikkeling en gebruik van groeimodellen zijn hiervoor noodzakelijk. Deze zijn echter wel afhankelijk van werkelijke groeigegevens onder diverse omstandigheden. Het zou in dit kader interessant zijn de actuele groei in onderzochte opstanden op te nemen. Manipulaties in het scherm, waarbij enerzijds een eenmalige zware dunning en anderzijds een lichte gelijkmatige dunning plaatsvinden, bieden een waardevol inzicht in de reactie van berk, en op de vestigingsmogelijkheden van berk en andere soorten.

5 Conclusies

Op basis van de resultaten van dit onderzoek kunnen, met betrekking tot ongelijkjarige mengingen van grove den en berk op arme zandgronden, de volgende conclusies getrokken worden:

berk in relatie tot scherm dichtheid grove den

- stamtal, hoogte, dbh, h/d verhouding en grondvlak van berk vertonen alle een zeer grote variatie in relatie tot het grondvlak van grove den
- stamtalontwikkeling, hoogtegroeï, diktegroeï, en h/d-ontwikkeling van berk verschillen niet significant tussen een open en een dicht scherm
- grondvlaktoename van berk is significant hoger onder zeer open scherm van grove den

berk onder scherm van grove den in vergelijking met monoculturen

- stamtal van berk in menging is lager dan in monoculturen
- hoogtegroeï van berk in menging is gelijk aan monoculturen in de eerste 15 jaar, daarna is deze lager
- diametergroeï en grondvlaktoename van berk in menging lijken overeen te komen met die in monoculturen
- de h/d verhouding van berk in menging is na 10 jaar lager dan in monoculturen

menging van grove den en berk

- menging op arme zandgronden kan totale grondvlak bereiken van 35 m² per ha
- in menging kan berk een relatief grotere productiviteit behalen dan in een monocultuur
- de totale productiviteit van menging is iets hoger dan in monoculturen

berk in het beheer

- er lijkt geen specifiek moment te zijn waarop berk zich vestigt onder grove den
- berk kan (en masse) vestigen en groeien onder scherm van grove den
- zelfs bij een hoog grondvlak grove den kan berk voorkomen
- berk kan een positieve invloed hebben op de stamkwaliteit van overige verjonging en is waardevol voor het behoud van biodiversiteit

onderzoek gemengde bossen

- doordat in mengingen meer interacties optreden dan in monoculturen dient het onderzoek van opstandniveau naar groep- of individuniveau te gaan
- het is onmogelijk alle interacties in het veld te kwantificeren; het gebruik van groei modellen is dan ook noodzakelijk
- gericht (experimenteel) onderzoek naar de actuele groei in relatie tot de omgevingsfactoren is onontbeerlijk voor modelontwikkeling en -validatie

6 Literatuur

- Bartelink, H.H. 1999. Growth and management of mixed-species stands, p. 186-190. In: A.F.M. Olsthoorn, H.H. Bartelink, J.J. Gardiner, H. Pretzsch, H.J. Hekhuis & A. Franc (red.). Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, DLO Wageningen. 389 p.
- Bartelink, H.H. & A.F.M. Olsthoorn 1999. Mixed forest in western Europe, p. 9-16. In: A.F.M. Olsthoorn, H.H. Bartelink, J.J. Gardiner, H. Pretzsch, H.J. Hekhuis & A. Franc (red.). Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, DLO Wageningen. 389 p.
- Bergqvist, G. 1999. Wood volume yield and stand structure in Norway spruce understorey on birch shelterwood density. *Forest Ecology and Management* 122, p. 221-229.
- Bouwma I.M. & A.F.M. Olsthoorn 1997. Trends in het ecologisch functioneren van bossen. IBN-rapport 284. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, DLO Wageningen. 77 p.
- Clerkx, S. & A. van Hees 1999. Natuurlijke verjonging in bos op arme zandgronden. *De Levende Natuur* (100), 5, 158-162.
- Dai, X. 1996. Influence of light conditions in canopy gaps on forest regeneration: a new gap light index and its applications in a boreal forest in east-central Sweden. *Forest Ecology and Management* 84, 187-197.
- Erteld, W. 1979. Über die beziehungen zwischen schaftdurcmesser und kronenschirmfläche in kiefernbeständen. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* (98), 5, 270-277.
- Fanta, J. 1982. Natuurlijke verjonging van het bos op droge zandgronden. Rapport 301. Rijksinstituut voor het onderzoek in de bos- en landschapsbouw 'De Dorschkamp', Wageningen.
- Frivold, L.H. & T. Kolström 1999. Yield and treatment of mixed stands of boreal tree species in Fennoscandia, p. 37-45. In: A.F.M. Olsthoorn, H.H. Bartelink, J.J. Gardiner, H. Pretzsch, H.J. Hekhuis & A. Franc (red.). Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, DLO Wageningen. 389 p.

- Jansen, J.J., J. Sevenster & P.J. Faber (red.) 1996. Opbrengsttabellen voor belangrijke boomsoorten in Nederland. Landbouwniversiteit Wageningen, Hinkeloord Report 17 & IBN-rapport 221. Wageningen. 202 p.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic, London. 892 p.
- Kelty, M.J. 1992. Comparative productivity of monocultures and mixed-species stands, p. 125-141. In: Kelty, M.J., B.C. Larson & C.D. Oliver (eds.). The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer, Dordrecht. 287 p.
- Kennedy, C.E.J. & T.R.E. Southwood 1984. The number of species of insects associated with British trees: a re-analysis. *Journal of Animal Ecology* 53: 455-478.
- Kuper, J.H. 1994. Sustainable development of Scots pine forests. Proefschrift Landbouwniversiteit Wageningen. 317 p.
- Larson, B.C. 1992. Pathways of development in mixed-species stands, p. 3-10. In: Kelty, M.J., B.C. Larson & C.D. Oliver (eds.). The ecology and silviculture of mixed-species forests. Kluwer, Dordrecht. 287 p.
- Lust, N. & B. Muys 1995. Evolution of biodiversity in homogeneous Scots pine stands by an ecologically diversified management. *Silva Gandavensis* 60: 57-80.
- Malcolm, D.C. & W.L. Mason 1999. Experimental mixtures of Scots pine and birch: 30 year effects on production, p. 79-87. In: A.F.M. Olsthoorn, H.H. Bartelink, J.J. Gardiner, H. Pretzsch, H.J. Hekhuis & A. Franc (red.). Management of mixed-species forest: silviculture and economics. IBN Scientific Contributions 15. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek, DLO Wageningen. 389 p.
- Messier, C. & P. Puttonen 1995a. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 343-354.
- Messier, C. & P. Puttonen 1995b. Growth, allocation, and morphological responses of *Betula pubescens* and *Betula pendula* to shade in developing Scots pine stands. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 629-637.
- Moraal, L.G. 1996. 50 Jaar monitoring van insectenplagen op bomen en struiken. *Nederlands Bosbouw Tijdschrift* 68: 194-203.
- Perala, D.A. & A.A. Alm 1990. Regeneration silviculture of birch: a review. *Forest Ecology and Management* 32: 39-77.

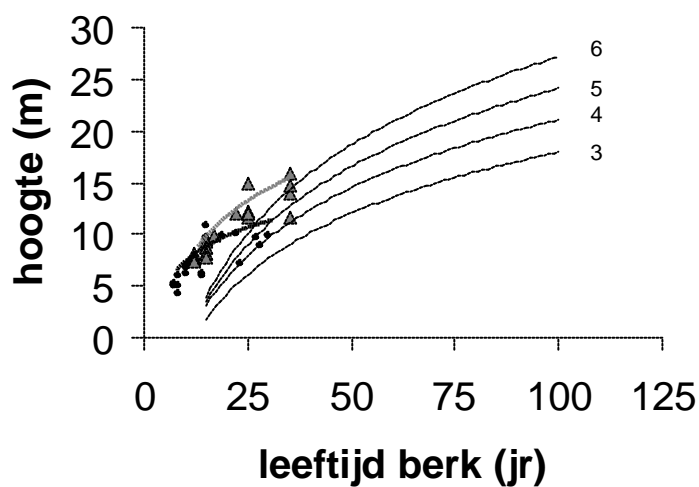
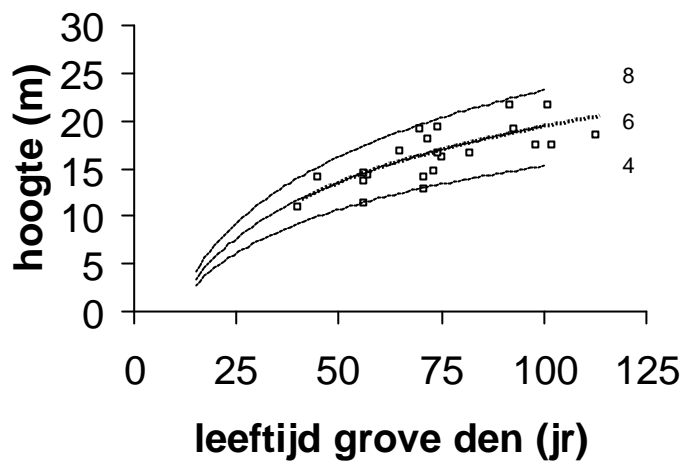
7 **Bijlagen**

Bijlage 1. Karakteristieken van de opgenomen opstanden.

Plot	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
Grove den	leeftijd ¹	75	82	74	45	101	93	92	113	57	74	70	40	98	56	56	56	65	71	71	72	102	73
	stamtal (ha)	200	220	93.3	337.5	112.5	216.7	250	175	475	112.5	250	1700	266.7	337.5	166.7	433.3	333.3	216.7	137.5	316.7	100	233.3
	hoogte gem. (m)	16.2	16.6	16.6	14.0	21.5	19.2	21.6	18.4	14.4	19.3	19.1	10.9	17.3	13.7	11.4	14.4	16.9	14.1	12.8	18.1	17.4	14.7
	sd	0.9	1.1	2.0	1.7	3.3	2.7	2.7	2.6	1.5	2.7	1.3	1.7	18.4	0.8	0.7	2.5	0.8	0.8	1.5	1.3	1.8	0.9
	dbh gem. (mm)	310	322	288	230	287	312	335	347	250	338	311	145	244	242	259	267	280	283	285	291	356	279
	sd	3.3	4.0	5.1	3.9	4.4	6.2	7.3	5.4	3.8	6.5	5.3	4.0	5.8	3.9	3.7	4.7	6.3	4.9	7.6	6.4	5.6	4.5
	grondvlak (m ² /ha)	15.2	18.2	6.3	14.4	7.4	17.2	23.1	17.0	23.8	10.4	19.5	30.2	13.2	15.9	8.9	25.0	21.5	14.0	9.4	22.0	10.1	14.6
	sd	0.3	0.2	0.2	0.2	0.3	0.5	0.5	0.4	0.2	0.5	0.3	0.2	0.4	0.2	0.2	0.3	0.5	0.4	0.5	0.5	0.5	0.3
Berk	leeftijd ²	15	23	19	8	22	28	30	10	8.1	27	10	15	14	12	11	14	10	7	8	7	7	15
	stamtal (ha)	1350	2000	1225	2713	2125	950	2063	1300	500	675	563	333	467	888	1600	717	733	850	400	1583	2267	600
	hoogte gem. (m)	7.7	7.2	9.8	4.3	10.1	8.8	9.9	6.3	5.0	9.7	7.0	10.8	6.2	7.4	7.4	6.0	6.8	5.0	6.0	5.3	5.0	9.7
	sd	3.4	3.3	2.2	1.9	1.9	2.2	2.2	1.6	1.5	4.5	2.2	1.7	3.4	2.8	2.5	2.7	1.7	1.9	2.2	2.0	2.3	2.6
	dom. hoogte gem. (m)	8.4	9.0	11.0	5.3	11.2	10.1	11.2	6.8	5.6	12.9	8.0	11.9	6.7	8.8	9.0	6.8	7.9	6.0	6.9	6.5	6.0	10.9
	sd	3.3	3.0	1.6	1.6	1.3	1.4	1.8	1.4	1.0	2.1	1.9	1.6	2.2	2.5	1.9	1.9	1.1	2.0	2.1	1.9	2.5	2.4
	dbh gem. (mm)	66	78	98	34	88	99	80	45	54	105	76	113	62	73	73	61	53	39	46	30	33	99
	sd	37.6	28.7	36.5	12.0	34.7	43.6	28.6	19.4	16.7	73.9	29.7	47.2	48.7	40.6	28.1	49.0	15.8	16.8	29.9	20.1	32.9	54.0
	grondvlak (m ² /ha)	6.0	10.8	10.5	2.0	15.0	8.7	11.6	2.5	1.1	8.5	3.0	3.9	2.3	4.9	7.7	3.4	1.8	1.2	0.9	1.6	3.9	5.9
	sd	0.1	0.0	0.1	0.0	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.2	0.0	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.2
	h/d	1.2	0.9	1.0	1.3	1.1	0.9	1.2	1.4	0.9	0.9	0.9	0.9	1.0	1.0	1.0	1.0	1.3	1.3	1.3	1.8	1.5	1.0
Overig	stamtal (ha)	33	50	1150	38	13	67	50	13	13	263	38	33	733	350	100	133	933			17	17	
	hoogte gem. (m)	5.7	8.0	3.4	4.3	9.7	3.0	4.0	8.5	1.5	2.9	10.7	11.3	3.4	8.0	5.2	2.5	2.0			10.0	4.0	
	sd	3.7	11.4	1.9	1.6	0.0	2.0	0.7	0.0	0.0	1.5	8.5	1.8	0.6	6.8	1.8	1.0	0.0			0.0	0.0	
	dbh gem. (mm)	68	53	38	116	111	38	38	110		52	92	163	90	57	78	80				240	80	
	sd	3.2	2.7	2.3	9.8	0.0	2.3	1.1	0.0		2.8	11.1	6.7	0.7	3.1	1.4	4.9				0.0	0.0	
	grondvlak (m ² /ha)	0.1	0.1	1.5	0.6	0.1	0.1	0.1	0.1		0.4	0.5	0.8	0.2	0.4	0.5	0.2				0.8	0.1	
sd	0.1	0.0	0.0	0.3		0.0	0.0			0.0	0.3	0.3	0.0	0.0	0.0	0.1							
Totaal	stamtal (ha)	1583	2270	2468	3088	2250	1233	2363	1488	988	1050	850	2067	1467	1575	1867	1283	2000	1067	538	1917	2383	833
	grondvlak (m ² /ha)	21.4	29.1	18.3	17.0	22.5	26.0	34.8	19.5	24.9	19.3	23.0	34.9	15.6	21.2	17.2	28.7	23.3	15.2	10.3	24.3	14.1	20.5

Leeftijd ¹ = opstandleeftijd; *leeftijd* ² = leeftijd monsterboom; *gem.* = gemiddelde; *sd* = standaard deviatie; *dom.* = heersende individuen; *h/d* = hoogte-diameterverhouding

Bijlage 2. Hoogtegroei van grove den en berk in menging en in monoculturen.



Boven (a): grove den in menging (□, zwarte lijn) en verschillende groeiklassen van monoculturen (dunne lijnen; Jansen et al. 1996). Onder (b): berk in menging (●, zwarte lijn) en monoculturen in Nederland (▲, grijze lijn; A. Oosterbaan, ongepubliceerde gegevens) en verschillende groeiklassen van monoculturen uit Opbrengsttabellen (dunne lijnen; Jansen et al. 1996 naar Braastad 1967, Noorwegen).